Gedruckt mit Unterstützung aus dem Jerome und Margaret Stonborough-Fonds

Antherenentwicklung und meiotische Teilung bei der Wacholdermistel (*Arceuthobium oxycedri* [*D. C.*] *M. B.*); Antherenbau und Chromosomenzahlen von *Loranthus europaeus* Jacq.

Von

Arthur Pisek

(Mit 1 Tafel und 3 Textfiguren)

Aus dem Botanischen Institut der Universität Innsbruck

(Vorgelegt in der Sitzung am 10. Jänner 1924)

In der U. F. der *Viscoideae* (Fam. *Loranthaceae*) weist eine Reihe von Gattungen in der Ausbildung des *Androeceums* Besonderheiten auf.[1] So sind bei einigen Gattungen (*Ginalloa*, *Phoradendron*, *Notothixos*) die Filamente sehr reduziert, so daß die Antheren an die Basis der Perigonblätter zu sitzen kommen, bei einer anderen Gruppe, die *Dendrophthora* und *Viscum*, sowie *Arceuthobium* umfaßt, sitzen die Antheren unmittelbar auf dem Perigon. Auch die Antheren selbst sind verschieden gestaltet. Bei *Dendrophthora* und *Phoradendron* sind sie zuletzt einfächerig, bei *Notothixos* vielfächerig und bei *Viscum* bildet jede eine große Anzahl einzelner Pollenkammern aus.

Ganz eigenartig gebaut sind auch die Antheren von *Arceuthobium*. In zwei Punkten weichen sie vollkommen vom Angiospermentypus ab.

Erstens nämlich ist, wie schon Johnson[2] richtig erkannte, bei diesem Parasiten die äußerste Zellschicht der Anthere als Faserschicht ausgebildet; es läge also der ganz vereinzelte Fall vor, daß eine Angiospermenanthere ein Exothecium besitzt, wenn die Faserschicht tatsächlich der Epidermis entspricht und nicht etwa — eine Möglichkeit, auf welche Heinricher[3] aufmerksam machte — erst sekundär durch Ablösung einer ursprünglich vorhandenen Epidermis an die Oberfläche gelangt.

Zweitens lagert der Pollen ringförmig um einen Strang von sterilem Gewebe, das ähnlich der Kolumella einer Laubmooskapsel die Anthere zentral durchzieht. Diese zweite Eigentümlichkeit hat

[1] Vgl. die Zusammenfassung von Jost: Zur Kenntnis der Blütenentwicklung der Mistel (Botan. Zeitung, 46. Jahrgang, 1888), sowie die Bearbeitung der Loranthaceen von Engler in den natürlichen Pflanzenfamilien.

[2] Johnson: *Arceuthobium oxycedri*, Annals of Botany, 2. Bd., 1888/89. Dort auch schon die Feststellung, daß die Staubblätter als gesonderte Höcker an der Achse entstehen und erst nachträglich durch interkalares Wachstum der Basalteile der Perianthblätter mit diesen verwachsen.

[3] Heinricher: Über Bau und Biologie der Blüten von *Arceuthobium oxycedri* (*D. C.*) *M. B.*, Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. zu Wien, mathem.-naturw. Kl., Abt. I, 124. Bd., 1915.

Heinricher für der Reife nahe Antheren festgestellt (vgl. Taf. III, Fig. 4, seiner unten zitierten Arbeit) und darauf hingewiesen, daß sie vielleicht auf nachträgliche Verschmelzung von getrennt angelegten Archesporen zurückzuführen sein könnte.

Über Anregung von Hofrat Heinricher, dem ich hiefür zu tiefstem Dank verpflichtet bin, begann ich die Entwicklung der männlichen Blüten von *Arceuthobium* zu studieren, um über die erwähnten schwebenden Fragen Klarheit zu bekommen; zugleich aber schien es mir im Anschluß an meine cytologische Arbeit über die Mistel von Interesse, die allotypische Teilung der Pollenmutterzellen zu verfolgen, um in die Chromosomenverhältnisse des Objektes Einblick zu erhalten.

I. Antherenentwicklung von *Arceuthobium*.

Bevor ich mit meinen Untersuchungen zum Abschluß kam, hat inzwischen Staedtler[1] mitgeteilt, daß nach seiner Prüfung tatsächlich die Epidermis der Antheren als Öffnungsmechanismus ausgebildet wird, also ein richtiges Exothecium vorliegt.[2] Weiters berichtete Staedtler, in der jungen Anthere durchsetze steriles Gewebe unregelmäßig und ohne bestimmte Orientierung das Archespor und werde erst beim Reifen der Anthere bis auf die »Kolumella« resorbiert, so daß jener einheitliche, ringförmige Raum für die Pollenmasse tatsächlich erst sekundär gebildet wird.

Das über die Epidermis Gesagte ist nur zu bestätigen. Zwischen Epidermis und Archespor werden nur zwei, anfangs ganz gleich aussehende Lagen von Schichtzellen angelegt. Die Elemente der inneren Lage vergrößern sich und strecken sich später oft etwas radial und liefern in ihrer Gesamtheit ein typisches Tapetum (*t* in Textfig. 2), die äußere Zellschicht wird mit zunehmender Masse von Archespor und Tapetum frühzeitig tangental stark zusammengepreßt oder gedehnt, bleibt aber noch in der reifen Anthere erkennbar (*w* in Textfig. 2).

Dagegen kann ich mich der Ansicht Staedtlers, wonach das Archespor ursprünglich irgendwie septiert sei, nach meinen Beobachtungen nicht anschließen, vielmehr fand ich, daß dieses von vornherein eine durchaus zusammenhängende Ringschicht um die zentrale Kolumella bildet. Die vier Bilder der Textfig. 1 werden die Verhältnisse, hoffe ich, klar machen.

---

1 Staedtler: Reduktionserscheinungen im Bau der Antherenwand Angiospermenblüten, Flora, neue Folge, 16. Bd., 1923.

2 Für andere Pflanzen dagegen, die ein Exothecium zu besitzen schienen, Arten aus den bisher vielfach für primitiv angesehenen Familien der Casuarinaceen, Proteaceen, Piperaceen, Euphorbiaceen und Urticifloren, wies Staedtler nach, daß die Faserschicht in der Jugend subepidermal angelegt wird und erst sekundär durch Reduktion der Epidermis an die Oberfläche gelangt.

In vier Skizzen ist die Mikrotomschnittfolge einer ganz jungen, parallel zur Fläche ihres Perigonblattes (d. h. vom Scheitel her) angeschnittenen Anthere zusammengefaßt. Die punktierten Flächen markieren das Archespor. Die ersten drei Schnitte zeigen alle eine einheitliche, eng umschriebene Masse sporogenen Gewebes, wie das Bild *a*, nach dem dritten Schnitte gezeichnet, wiedergibt. Auf dem vierten Schnitte, Skizze *b*, teilt sich das früher einheitliche Polster in der Mitte und greift dafür nach den Seiten hinaus.

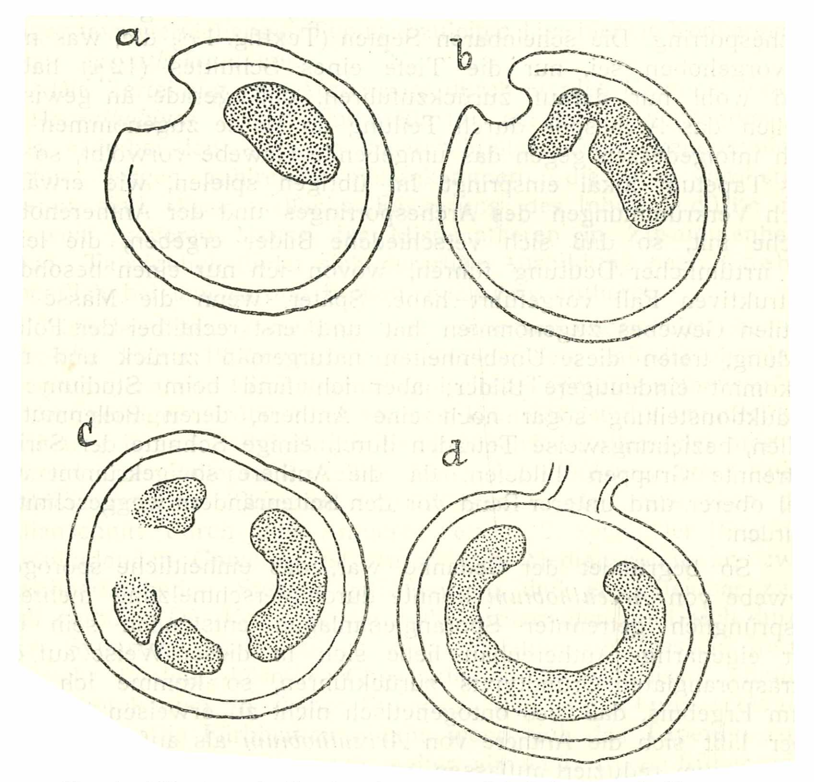


Fig. 1. Mikrotomschnittserie einer vom Scheitel angeschnittenen Antherenanlage in vier Bildern zusammengefaßt. Archespor punktiert. Nähere Erläuterung im Text.

Auf dem fünften Schnitte, Skizze *c*, erscheinen außer diesen seitlichen Archesporkomplexen (der rechte reicht schon weit herab) noch zwei kleinere unten, es scheinen also vier getrennte Archespore vorzuliegen; aber auf den folgenden vier letzten Schnitten, die alle das Bild der Skizze *d* zeigen, sind sie zum Dreiviertelring geschlossen, dessen fehlendes Viertel oben in den ersten Schnitten enthalten und durch die zwischenliegenden Schnitte damit verbunden ist. Weil sich die kleinen Blütenanlagen nie so genau orientieren lassen, daß man eine der Antheren gerade parallel der Ebene ihres Archesporringes

anschneidet und, weil dieser vielfach gar nicht in einer Ebene liegt, vielmehr meist verkrümmt ist, bekommt man auf den einzelnen Schnitten der Serien nur Bruchstücke des Archesporringes. In dem vorgeführten Falle zeigen die einzelnen Schnitte für sich betrachtet ganz die von Staedtler beschriebenen Bilder: das sporogene Gewebe als einheitliches Polster, dann (scheinbar) in mehrere Lokuli gesondert, endlich in Dreiviertelkreis die Kolumella umschließend. Die plastische Rekonstruktion der ganzen Bilderreihe aber ergibt einen durchaus einheitlichen, in sich geschlossenen Archesporring. Die scheinbaren Septen (Textfig. 1 *c*), die, was noch hervorgehoben sei, nur die Tiefe eines Schnittes (12 μ) haben, sind wohl nur darauf zurückzuführen, daß gerade an gewissen Stellen das Archespor durch Teilung an Masse zugenommen hat, sich infolgedessen gegen das umgebende Gewebe vorwölbt, so daß das Tapetum lokal einspringt. Im übrigen spielen, wie erwähnt, auch Verkrümmungen des Archesporringes und der Antherenoberfläche mit, so daß sich verschiedene Bilder ergeben, die leicht zu irrtümlicher Deutung führen, wovon ich nur einen besonders instruktiven Fall vorgeführt habe. Später, wenn die Masse des fertilen Gewebes zugenommen hat und erst recht bei der Pollenbildung, treten diese Unebenheiten naturgemäß zurück und man bekommt eindeutigere Bilder; aber ich fand beim Studium der Reduktionsteilung sogar noch eine Anthere, deren Pollenmutterzellen, beziehungsweise Tetraden durch einige Schnitte der Serie 2 getrennte Gruppen bildeten, da die Anthere so gekrümmt war, daß oberer und unterer Rand vor den Seitenrändern weggeschnitten wurden.

So begründet der Gedanke war, das einheitliche sporogene Gewebe von *Arceuthobium* könnte durch Verschmelzung mehrerer, ursprünglich getrennter Sporangienanlagen entstanden sein und der eigenartige Antherenbau ließe sich in dieser Weise auf den tetrasporangiaten Grundtypus zurückführen, so komme ich doch zum Ergebnis, daß dies ontogenetisch nicht zu erweisen ist. Wohl aber läßt sich die Anthere von *Arceuthobium* als auf ein einziges Sporangium reduziert auffassen, wenn man in ihrer eigentümlichen »Kolumella« nur einen besonderen Fall der sterilen Gewebszüge erblickt, wie sie in den Mikrosporangien von Arten aus verschiedenen Verwandtschaftskreisen gefunden wurden[1] und deren biologische Bedeutung nach Goebel[2] darin liegen dürfte, daß sie die Ernährung der sporogenen Zellkomplexe erleichtern. Solcher Funktion kann die den Archesporring mitten durchziehende Kolumella vorzüglich dienen. Rückbildung der Antheren auf ein

---

[1] Abgesehen von *Viscum*, bei einigen Arten der Gattung *Loranthus*, bei den Onagraceen *Clarkia* und *Gaura*, bei *Rhizophora* und einigen Mimoseen. Vgl. die Zusammenstellung von Jost: Zur Kenntnis der Blütenentwicklung der Mistel, Botan. Zeitung, 46. Jahrg., 1888.

[2] Goebel, Organographie der Pflanzen, 2. Aufl., III. Teil.

einziges Sporangium findet sich, abgesehen von den kleistogamen Blüten von *Viola*, noch bei den stark reduzierten Blüten von *Piper Betel* und gewissen *Najas*-Arten.[1]. Während *Viola* und *Piper* alle Übergänge von der Vier- bis zur Einzahl der Sporangien zeigen, sind von den *Najas*-Arten *(minor, flexililis* u. a.) mit einfächeriger Anthere keine Übergangsformen bekannt. Soferne die Entwicklung dieser *Najas*-Antheren, worüber Untersuchungen zu fehlen scheinen, keine Anhaltspunkte bietet, sie durch Fertilwerden sonst sterilen Gewebes, also durch Verschmelzung mehrerer Archesporanlagen vom vierfächerigen Typus abzuleiten, läge hier ein Konvergenzfall zu *Arceuthobium* vor.

Die Zerteilung des Archespors durch steriles Gewebe, wovon bei *Arceuthobium* in der Kolumella nur ein Ansatz vorhanden ist, findet sich bei den Antheren unserer Mistel extrem weitergebildet. Letztere bergen zahlreiche Pollenkammern, die von vornherein getrennt sind. Diese vielfache Fächerung des Inhaltes dürfte mit der weit größeren Masse der Mistelantheren in Zusammenhang stehen. Tatsächlich findet sich derartige Ausbildung nach Goebel namentlich bei langen und breiten, massigen Antheren.

Gerade diese Zerteilung des sporenbildenden Gewebes in zahlreiche kleine Portionen macht verständlich, daß die einzelnen Pollenkammern von *Viscum* eines typischen Tapetums entbehren[2] — bei der geringen Größe einer solchen Kammer ist die unmittelbare Ernährung ihres Inhaltes durch die umgebenden Zellen erleichtert — während die Pollenmutterzellen von *Arceuthobium* von einem wohldifferenzierten Tapetum umschlossen werden, wie dies der Medianschnitt durch eine Anthere, Textfig. 2, zeigt. Der Ring des sporenbildenden Gewebes ist durch den Medianschnitt an zwei gegenüberliegenden Stellen getroffen, so daß er scheinbar zwei loculi enthält. Der Komplex der Pollenmutterzellen hebt sich durch deren Synapsisknäuel deutlich vom Tapetum ab, dessen Kerne eine sehr feinfädig-körnige Chromatinstruktur aufweisen, ähnlich den Gonotokonten in früher Synapsis, und daher nur schwach gefärbt sind. Die Färbbarkeit nimmt, wenn sich das Tapetum zum Periplasmodium wandelt, noch weiter ab, dafür treten früher oder später große Vakuolen auf (*v* in Textfig. 2). Sie zeigen oft bräunliche Ränder und sind wohl die Bildungsstätte jener eigentümlichen, gerbstoffhaltigen Schleimkugelchen, die man nach Auflösung und Resorption des Tapetums frei an der Peripherie der Pollenmassen und zwischen den Pollenkörnern in den reifen Antheren findet. Heinricher, der sie schon erwähnt und abgebildet hat, fand, daß sie (manchmal zu Fäden ausgezogen) die reifen Pollenkörner verbinden, so daß der Pollen beim Schütteln nicht stäubt, sondern in Ballen ausfällt.

---

[1] Goebel, Organographie der Pflanzen, 3. Aufl., III. Teil.

[2] Vgl. Pisek: Chromosomenverhältnisse, Reduktionsteilung und Revision der Keimentwicklung der Mistel; Jahrbücher f. wissensch. Botanik, Bd. 62, 1923.

Noch an anderen Stellen wird ähnlicher, aber nicht so homogener Schleim gebildet. Beim Durchmustern meiner vielen Schnittserien fiel mir auf, daß vielfach der Inhalt in den peripheren

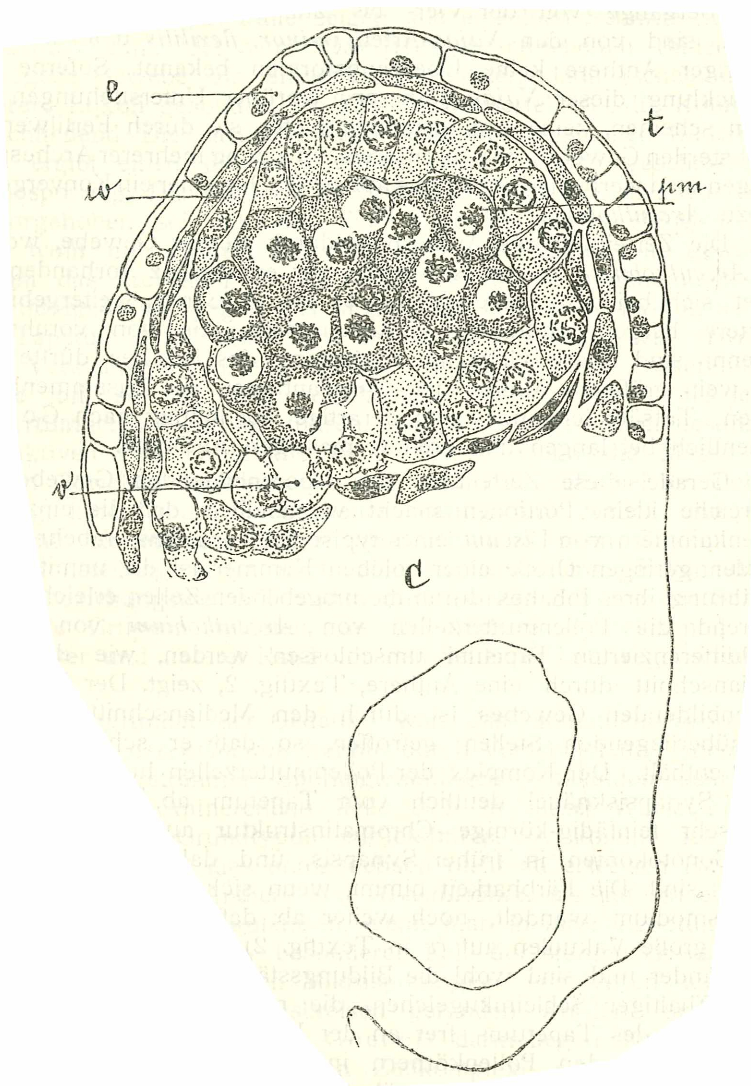


Fig. 2. Medianschnitt durch eine junge Anthere. Der Ring des sporogenen Gewebes an zwei gegenüberliegenden Stellen durchschnitten, in der Mitte die »Columella« *C. e* die zur Faserschicht sich wandelnde Epidermis, *w* die äußere Schichtzellage, schon stark zusammengedrückt, *t* Tapetenschicht, *pm* Pollenmutterzellen in Synapsis. Vergr. 335 ×.

Zellen verschiedener Organe schleimig umgewandelt erscheint. Besonders sind die freien Spitzen der Brakteen und Perigonblätter davon

betroffen, sowie die Spitzen der die Vegetationspunkte überdeckenden Blattanlagen, Teile, die zugleich von einer stärkeren Kutikula überdeckt sind; dagegen sind die Schließzellen der Spaltöffnungen (Tafelfig. 2) und alle jungen Organanlagen mit teilungsfähigem Gewebe (Antherenanlagen und Vegetationspunkte) grundsätzlich davon ausgenommen. Während an frischem Material nichts auffällt, ist besonders nach Sublimat-Alkoholfixierung der Inhalt in den Zellen der Epidermis und oft auch der hypodermalen Schicht der erwähnten Teile ± homogen bis runzelig ausgefällt und speichert intensiv Hämatoxylin; an so behandelten Schnitten durch Blütenanlagen heben sich die peripheren Zellschichten von Brakteen und *Perigon* gegen ihr zentrales Gewebe und die jungen Antheren augenfällig als einheitliche, dunkle Zonen ab, wie das Tafelfig 1 zeigt. Bei Eau de Javellebehandlung wird der Schleim herausgelöst, Eisenchlorid ergibt stärkere oder schwächere Gerbstoffreaktion. Im ganzen Verhalten und Aussehen bekundet dieser Schleim von *Arceuthobium* somit nahe Verwandtschaft mit der eiweißartigen und gerbstoffhaltigen Substanz, mit welcher nach Heinricher bestimmte Elemente der sekundären Rinde (die sogenannten Eisweißzellen) von stark mit *Arceuthobium* durchwucherten *Juniperus*-Sprossen prall gefüllt sind.[1]

Diese, gerade an den Hüllen der Vegetationspunkte und Blütenanlagen hervortretende Verschleimung der Epidermis und angrenzender Zellen ist im Zusammenhang mit der starken Kutikularisierung der betreffenden, ± freiliegenden Teile sicher hauptsächlich als xerophytische Einrichtung zu werten, deren die (wie bei *Viscum)* nackten Blütenanlagen vor allem zum Schutze der sich im Inneren entwickelnden Fortpflanzungsorgane bedürfen.

II. Meiotische Teilung der Pollenmutterzellen von *Arceuthobium*.

Das gesamte, für die Untersuchungen benötigte Material entstammt den *Arceuthobium*-Kulturen von Hofrat Heinricher, und zwar wurden zum Studium der Reduktionsteilung die jungen männlichen Blüten freipräpariert und durchgehend in Alkohol-Eisessig fixiert, einer Mischung, welche mir schon bei der Mistel gute Dienste geleistet hatte und bei der häufigen Verschleimung und relativ starken Kutikularisierung der freiliegenden Teile am geeignetsten schien. Die Mikrotomschnitte von 10 bis 12 μ Dicke wurden mit Delafield'schem Hämatoxylin gefärbt. Es wären oftmals dünnere Schnitte erwünscht gewesen, weil bei dieser Dicke die Chromatinelemente, besonders im Beginn der Diakinese, in dem bei ihrer Zahl und Größe kleinen Kernraum zu dicht lagern, um sie mit Sicherheit sondern zu können; aber Versuche dünner

---

[1] Heinricher: Das Absorptionssystem der Wacholdermistel *(Arceuthobium oxycedri M. B.)* mit besonderer Berücksichtigung seiner Entwicklung und Leistung, diese Berichte, 132. Bd., 1923.

zu schneiden wurden durch die Sprödigkeit der Objekte (Kutikula) verhindert, die Serien wurden durch Reißen lückenhaft und damit vor allem zum Zählen unbrauchbar.

Die synaptischen Vorgänge beanspruchen, wie das wohl meist der Fall ist, geraume Zeit, denn man bekommt sie bei stichprobenweiser Materialprüfung leicht zu Gesicht, während die eigentlichen Teilungsphasen und schon das Diakinesestadium schwerer zu erreichen sind. Die Synapsis weist keine Besonderheiten auf.

In früher Diakinese sind die konjugierenden Chromosomen mehr minder parallel oder spreizen an einem Ende auseinander, so daß die Paarlinge die bekannte Doppelstriche- oder Y-Form zeigen (Tafelfig. 4 *a*), manchmal liegen sie auch über kreuz. Später, mit zunehmender Verkürzung, gewinnen die Komponenten der Paare mehr Selbständigkeit, immerhin bleibt paarweise Zusammengehörigkeit erkennbar (Tafelfig. 4 *b*).

Eine Schnittserie enthielt eine Anzahl schöner Kerne im Übergangsstadium von Diakinese zur ersten Teilung. In einzelnen von diesen Kernen waren die Chromosomen noch nicht am Ende der Verkürzung, dickstäbchenförmig, in anderen dagegen fast isodiametrisch, typische Reduktionschromosomen. Einige dieser letzteren Kerne (Tafelfig. 5 und 6) lagen so günstig und waren so günstig durchschnitten, daß sich der Inhalt ihrer unzweifelhaft zusammengehörigen Hälften mit der Mikrometerschraube sicher abtasten und die Einzelelemente um so besser zählen ließen, als sie sich infolge ihrer gedrungenen Form nicht gegenseitig berührten und überdeckten, was sonst so oft stört. Ich zählte in 5 Fällen 26 (Tafelfig. 6), einmal jedoch merkwürdigerweise 28 Chromosomen (Tafelfig. 5), ohne mich in diesem letzteren Falle einer Doppelzählung überweisen zu können. Abgesehen von der an solcher Stelle abnormen Schwankung in der Zahl war auffallend, daß sich nur an wenigen Chromosomen Spuren einer paarweisen Zusammengehörigkeit erkennen ließen (z. B. im Kern, Tafelfig. 6 *a* links); andrerseits verrieten die einzelnen Chromosomen keine Doppelnatur. Vergleichszählungen an Metaphasen der heterotypischen Teilung (Tafelfig. 7) ergaben denn auch, daß tatsächlich die diploide Zahl univalenter Elemente vorliegt, die ihre gegenseitige Bindung zu Paaren offenbar verloren haben. Zweifellos hängt damit eine zweite abnorme Erscheinung gerade dieser Serie zusammen, daß sie nämlich neben in der Minderzahl vorhandenen, normalen Pollentetraden eine Menge ungewöhnlich aussehender Tetraden enthielt. Tafelfig. 3 *a* bildet eine solche abnorme Tetrade ab. Neben dem primären Pollenkern ist noch ein Chromatinpartikel oder ein Zwergkern im Plasma des jungen Pollenkorns zu sehen.

In der Literatur sind mehrere Fälle solcher Karyomerie verzeichnet. Juel[1] fand ähnliche Zwergkerne bei der Pollenbildung

---

[1] Juel: Die Kernteilungen in den Pollenmutterzellen von *Hemerocallis fulva* und die bei denselben auftretenden Unregelmäßigkeiten; Jahrbücher f. wissensch. Botanik, 30. Bd., 1897.

von *Hemerocallis fulva* und führte ihre Entstehung auf unregelmäßigen Verlauf des heterotypischen Teilungsschrittes zurück: Während die Menge der Chromosomen polwärts wandert, bleibt ein oder das andere Chromosom am Äquator stecken oder irrt sonst aus seiner Bahn ab und regeneriert selbständig einen kleinen Kern, ja es kann sich sogar durch eine eigene Zellwand gegen die Tochterzellen abgrenzen. Aber auch nach normalem ersten Teilungsschritt können analoge Unregelmäßigkeiten während der zweiten Teilung zur Bildung von Karyomeren führen. Weiters fand Nawaschin[1] in den Pollenmutterzellen von *Tradescantia virginica* am Ende des ersten Teilungsschrittes unmittelbar nahe den Tochterkernen und am Ende der zweiten Teilung im Zytoplasma der Enkelzellen, dicht an deren Kern »Chromatinnukleolen«, die sich wie die Karyomeren von *Hemerocallis* auf ein aus seiner Bahn abgeirrtes Reduktionschromosom zurückführen ließen.[2]

Vorkommen, Form und färberisches Verhalten der Zwergkerne von *Arceuthobium* sprechen durchaus dafür, daß es sich um Analoga der Karyomeren, beziehungsweise »Chromatinnukleolen« von *Hemerocallis* und *Tradescantia* handelt. (Übrigens enthält die betreffende Serie auch eine abnorme heterotype Spindel). Das ist von Interesse, weil Nawaschin fand, daß sich je nach der Verteilung der »Chromatinnukleolen« ein Polymorphismus der Pollenkörner von *Tradescantia* ergibt; neben Pollen mit der normalen Zahl von 12 Chromosomen, wird solcher mit $11+x$ ($x =$ Chromatinnukleolus) und blos 11 Chromosomen gebildet. Anschließend an diese Tatsache deutet Nawaschin auf einen gewissen Parallelismus zwischen den polymorphen Pollenkörnern von *Tradescantia* und den durch die Verteilung der Geschlechtschromosomen verschiedenartigen Spermatiden gewisser Insekten hin. Bei *Arceuthobium* läge dieser Gedanke noch näher als bei der zwitterigen *Tradescantia*. Allein bei genauer Durchmusterung des Präparates ergab sich, abgesehen von der verschiedenen Größe der Teilkerne, eine so unregelmäßige Verteilung derselben in den Tetraden, wofür in Tafelfig. 2 *a* und *b* Beispiele abgebildet sind, daß darin — und wohl nicht nur bei *Arceuthobium* — bloß der Ausdruck pathologischer Störungen gesehen werden kann. In diesem Zusammenhang

---

[1] Nawaschin: Über eine Art der Chromatindiminution bei *Tradescantia* Ber. d. Deutschen botan. Ges., Bd. 29, 1911.

[2] Auch bei der progamen Teilung des Primärkerns im Pollenkorn von *Hemerocallis* werden Karyomeren gebildet; allerdings gruppieren sich diese später um zwei Attraktionszentren und verschmelzen dann zu den normalen zwei Kernen. Vgl. diesbezüglich Schürhoff: Karyomerenbildung in den Pollenkörnern von *Hemerocallis fulva*, Jahrb. f. wissensch. Botanik, 52. Bd., 1913.

Endlich bilden in den Droserabastarden Rosenbergs die »überzähligen«, d. h. bei der Konjugation ohne Partner gebliebenen Chromosome selbständige Teilkerne. (Rosenberg: Über die Tetradenteilung eines Droserabastardes, Ber. d. Deutschen botan. Ges., Bd. 22, 1904. Rosenberg: Das Verhalten der Chromosomen in einer hybriden Pflanze, Ber. d. Deutschen botan. Ges., Bd. 21, 1903.

erklärte sich nunmehr die an und für sich befremdende Tatsache, daß ich bei der häufigen, stichprobenweisen Materialprüfung einen bedeutenden und gegen Ende der Blühperiode zunehmenden Prozentsatz fehlgeschlagener Antheren fand, die außer degenerierten Pollenkörnern nur wenig oder gar keine normalen enthielten. Tetraden, in welchen der Chromosomenbestand der Mutterzelle regellos aufgeteilt wurde, können eben keinen funktionstüchtigen Pollen ergeben. Wie vorhin erwähnt, beruht die Karyomerenbildung im allgemeinen auf Unregelmäßigkeiten in der Chromosomenverteilung, wobei die verschiedene Größe der einzelnen Teilkerne wesentlich davon abhängt, ob ein oder mehrere Chromosomen vom eigentlichen Attraktionspol abirren und dann selbständig Kerne bilden. In unserem besondern Fall finde ich die unmittelbare mechanische Ursache für diese Anomalien in der verloren gegangenen gegenseitigen Bindung der homologen Chromosome. Dagegen sind die tiefer liegenden Bedingungen hiefür unstreitig in der ungünstigen Ernährung der Parasiten durch die infolge reicher Besiedlung teilweise erschöpften Wirtspflanzen zu suchen.[1] Nährstoffmangel, wohl auch Stoffwechselstörungen des Wirtes verschulden das da und dort schon äußerlich erkennbare Kränkeln der Kulturen, vielleicht noch andere Einflüsse, denen sie unterliegen, nicht zu vergessen die Schädigungen, welche Blasenfüßer (Thrips) verursachen.

Chromosomen, die wegen eines besondern Verhaltens als Geschlechtschromosomen angesprochen werden könnten, fanden sich bei *Arceuthobium* so wenig wie bei der Mistel.

Über den weiteren, normalen Verlauf der meiotischen Teilung war wegen der Widrigkeiten des Objektes nur mühsam ein Bild zu gewinnen. An einigen Metaphasen der heterotypischen Teilung war die nach dem Vorausgehenden zu erwartende Haploidzahl 13 gut zu zählen (Tafelfig. 7 *a* und *b*), die überwiegende Mehrzahl gestattete keine zuverlässige Bestimmung. Weiters aber konnte ich feststellen, daß die Einzelchromosomen in der Anaphase ± deutlich jene eigentümliche Kleeblattform annehmen, die mir bei *Viscum* auffiel (Tafelfig. 8). Dort gelang es mir ihre Entstehung aus den Chromosomentetraden, zu welchen sich die einzelnen Paare vor der ersten Teilung umformen, aufzuzeigen und mit der Form der Chromosomen während der homäotypischen Teilung in Zusammenhang zu bringen. Während der zweiten Teilung haben nämlich die Kernschleifen — ganz abweichend von der ersten Teilung — V-Form; solange aber die beiden aus einem Mutterchromosom hervorgehenden Tochterschleifen noch nicht getrennt sind, sieht man Doppel X, die am Scheitel zusammenhaften und deren Schenkel nach entgegengesetzten Richtungen auseinanderspreizen. Diese eigentümliche Form wird schon am Ende der heterotypischen Teilung

---

[1] Taf. 7 der vorhin zitierten Arbeit von Heinricher über das Absorptionssystem der Wacholdermistel gibt ein treffendes Bild eines solchen, von *Arceuthobium* stark mitgenommenen *Juniperus*-Stockes.

in den Kleeblattchromosomen vorweggenommen. Da sich letztere, wie erwähnt, auch bei *Arceuthobium* finden, ist es nur selbstverständlich, daß die homaeotypische Teilung bei diesem (Tafelfig. 9) unter demselben Bilde verläuft wie jene von *Viscum*, d. h. die Tochterchromosomen nehmen Schleifenform an. Und wenn ich auch nicht mehr als Andeutungen davon finden konnte, so ist doch nach dem Gesagten weiter zu folgern, daß auch bei *Arceuthobium* die Paarlinge im Übergang von der Diakinese zur ersten Teilung sich zu Tetraden umformen, da bei der Verwandtschaft der beiden Parasiten die hier wie dort am Ende der ersten Teilung auffallenden »Kleeblattchromosomen« sicher in derselben Weise entstehen.

An Größe der Kerne, wie ihrer Chromosomen steht *Arceuthobium*, das ja überhaupt viel kleinzelliger ist als unser *Viscum*, diesem erheblich nach. Der Durchmesser der Synapsiskerne von *Viscum* beträgt 22 bis 26 μ, bei *Arceuthobium* dagegen nur 12 bis 14 μ. Ein Vergleich der hier in Originalgröße beigegebenen Abbildungen mit den korrespondierenden Bildern meiner eingangs zitierten Mistelarbeit, die bei derselben optischen Ausrüstung gezeichnet, bei der Reproduktion jedoch auf zwei Drittel verkleinert wurden, wird den Unterschied noch besser illustrieren.

Der bedeutend geringeren Größe der Chromosomen von *Arceuthobium* steht eine gegen unser *Viscum* (mit 10, beziehungsweise 20) etwas vermehrte Zahl gegenüber. Bei beiden Formen aber stimmt der Mechanismus der Reduktionsteilung in allen Einzelheiten vollkommen überein.

Zur Ergänzung des Bisherigen versuchte ich noch etwas von der meiotischen Teilung der Embryosackmutterzellen zu Gesicht zu bekommen, wenngleich die Aussichten hiefür von vornherein gering waren. Wie nämlich schon Johnson anführt und abbildet, werden überhaupt nur zwei Embryosackmutterzellen in der weiblichen Blüte angelegt, die späterhin auch bloß zwei Embryosäcke liefern. Im Laufe der Untersuchung zeigte sich aber überdies, daß die weiblichen Blüten noch empfindlicher als die männlichen auf die früher erwähnte Ungunst der Verhältnisse reagierten. Obwohl ich den Winter hindurch Dutzende von Blüten musterte, war nur an einigen von einem besonders gut ernährten Busch (auf *Cupressus*)[1] die Entwicklung der Muttterzellen zu reifen Embryosäcken zu verfolgen. In der weitaus überwiegenden Mehrzahl war die Weiterentwicklung der Embryosackmutterzellen von vornherein gehemmt, sie blieben im Synapsisstadium stehen und schickten sich nicht einmal zur ersten Teilung an. Nur einmal fand sich eine Diakinese, ein Parallelfall der vorhin besprochenen, offenbar pathologisch gestörten Diakinesen in den männlichen Gonotokonten, mit 26,

[1] Bekanntlich gelang Heinricher die Aufzucht von *Arceuthobium* auf *Cupressus* (Ber. d. Deutschen botan. Ges., Bd. 38, 1920). Dieser weibliche Busch auf *Cupressus* war die jüngste und kräftigste der vorhandenen Pflanzen.

größtenteils isolierten Chromatinelementen. Dies an sich geringe positive Ergebnis ist doch wegen seiner Übereinstimmung mit der bei den Pollenmutterzellen in mehreren Fällen sicher gefundenen Zahl um so mehr von Wert, als ich nach verschiedenen Bemühungen darauf verzichten mußte, annähernd sichere Kontrollzahlen von somatischen Teilungen zu erlangen.

III. Antherenbau und Chromosomenzahlen von *Loranthus europaeus.*

Im Garten auf Eichen lebende Büsche der Eichenmistel boten Gelegenheit, auch diese in den Kreis der Untersuchung zu ziehen, und zwar ergaben sich im Zuge der vorliegenden Arbeit drei Richtungen hiefür.

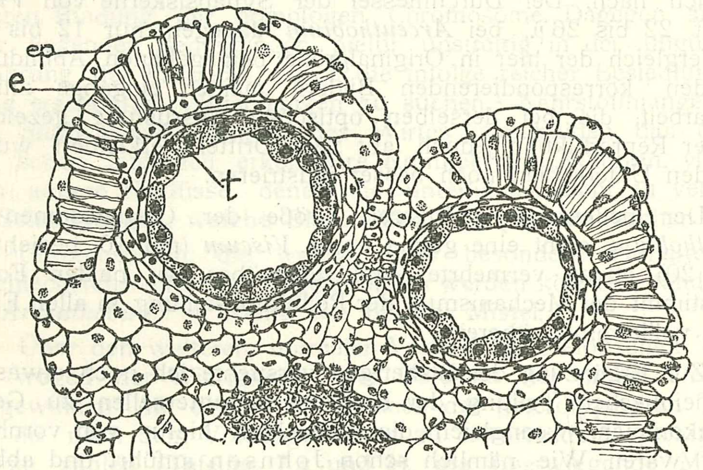


Fig. 3. Halber Querschnitt der Anthere von *Loranthus europaeus*. Die auffallend großzellige Faserschicht *e* vollkommen von der kleinzelligen Epidermis *ep* bedeckt. *t* Tapetum. Vergr. 95 ×.

In seiner eingangs zitierten Schrift über Reduktionserscheinungen im Bau der Antherenwand berichtet Staedtler von Rückbildung der Antherenepidermis bei *Struthanthus* und einem mexikanischen *Loranthus Schiedeanus*. Die Epidermis wird zwar in der Jugend normal angelegt, später aber bringen die Endotheciumzellen, die besonders in radialer Richtung an Größe zunehmen, die Zellen der Epidermis zum Auseinanderweichen, so daß den Faserzellen schließlich nur isolierte kleine Oberhautreste aufsitzen. Weiters aber fand Staedtler bei der erwähnten mexikanischen Art — und gleiches gilt nach der Zusammenstellung von Jost[1] für einige Vertreter der Sektionen *Elythranthe* und *Heteranthus* — die vier loculi der Anthere der Länge nach durch steriles Gewebe in einzelne Kammern abgeteilt. Die Frage war also zunächst, wie sich

[1] Siehe Fußnote p. 1.

unser einheimischer *Loranthus* in dieser Hinsicht verhält. Bei dieser Gelegenheit lag es nahe, noch eine Chromosomenuntersuchung gerade im Nachhange zur Bearbeitung dieser Seite bei *Viscum* und *Arceuthobium* vorzunehmen.

Es ergab sich nun erstens, daß die vier Mikrosporangien der Anthere unserer Eichenmistel ein einheitliches Archespor besitzen und keine sekundäre Unterteilung erfahren. Dagegen finde ich, zweitens, im Bau der Antherenwand insoferne interessante Anklänge an die von Staedtler untersuchten beiden Formen, als auch beim einheimischen *Loranthus* die Faserschicht aus einer Schicht auffallend großer, radial gestreckter Zellen besteht (*e* in Textfig. 3), die von einer niederen und kleinzelligen Epidermis überdeckt wird. Letztere hält aber dem Wachstum des Endotheciums stand und überzieht auch noch auf der nahezu reifen und ausgewachsenen Anthere lückenlos deren gesamte Oberfläche. Auf die Faserschicht folgen nach innen noch zwei bis drei Lagen tangental stark gepreßter Zellen und ein wohldifferenziertes Tapetum (*t* in Textfig. 3). Drittens: zur Bestimmung der diploiden Chromosomenzahl gaben Teilungen im Gewebe der Perigon- und Fruchtknotenbasis junger weiblicher Blüten willkommene Gelegenheit. Es waren an Meta- und Anaphasen wiederholt zirka 18 ± schleifenförmige Chromosomen zu zählen (Tafelfig. 10), die niederste Ziffer unter den bisher daraufhin untersuchten Vertretern der Familie. Metaphasen der heterotypischen Teilung von Pollenmutterzellen (Tafelfig. 11) gestatteten mehrmals und übereinstimmend mit Sicherheit neun Chromatinelemente festzustellen, womit die diploide Zahl bestätigt erscheint. Leider reichte das Material nicht hin, um über die Details der meiotischen Teilung genügend sicheren Aufschluß zu erhalten — es wäre von Interesse, ob die bei *Viscum* und *Arceuthobium* gefundenen Eigentümlichkeiten bei *Loranthus* irgendwie wiederkehren oder auf die Viscoideen beschränkt sind. Ich muß daher vorläufig mit diesem Beitrag zu einer vergleichenden Karyologie der Loranthaceen abschließen.

Zusammenfassung der wesentlichen Ergebnisse.

1. Die Antheren von *Arceuthobium oxycedri* ermangeln eines Endotheciums, dafür wird — in Übereinstimmung mit dem Befunde Staedtlers — die Epidermis als Öffnungsmechanismus ausgebildet. Das sporogene Gewebe wird von Anfang als einheitlicher in sich geschlossener Ring um die zentrale »Kolumella« herum angelegt. Daß Staedtler in der jungen Anthere regellose, sterile Septen zu finden glaubte, beruht auf irrtümlicher Deutung einzelner Schnittbilder. Der Archesporring entsteht also nicht durch Verschmelzung ursprünglich getrennter Archesporkomplexe und die Anthere läßt sich in diesem Sinne nicht auf den tetrasporangiaten Grundtypus zurückführen. Wohl aber kann man sie als auf ein Mikrosporangium reduziert auffassen und *Arceuthobium* in dieser Hinsicht in Parallele

zu gewissen *Najas*-Arten stellen. Der eigentümlichen »Kolumella« kommt bei dieser Auffassung einfach die Rolle eines die Ernährung des sporogenen Gewebes erleichternden sterilen Gewebstranges zu, in Analogie zur Fächerung der loculi bei einzelnen Vertretern verschiedener Angiospermenfamilien — ganz abgesehen von Isoëtes.

2. Die meiotische Teilung der Pollenmutterzellen wird, offenbar unter dem Einfluß ungünstiger Ernährung durch die Wirtspflanzen, mitunter in eigentümlicher Weise gestört: Die homologen Chromosomen konjugieren nicht oder verlieren die gegenseitige Bindung zum Teil wieder, was in der Folge zu Unregelmäßigkeiten in ihrer Verteilung in den Tetraden und zu Karyomerenbildung führt. Damit hängt jedenfalls zusammen, daß besonders gegen Ende der Blühperiode in einem hohen Prozentsatz männlicher Blüten vorwiegend degenerierter Pollen zu finden war. Mit pathologischer Störung dürfte aber auch das gelegentlich gefundene Schwanken in der Chromosomenzahl zusammenhängen; doch waren mehrmals und übereinstimmend mit normaler Teilung 26, beziehungsweise 13 Chromosomen gut zählbar, Ziffern, welche ich daher für die Diploid-, beziehungsweise Haploidzahl von *Arceuthobium oxycedri* ansehe. Abgesehen von der größeren Zahl und bedeutend geringeren Größe der einzelnen Chromatinelemente stimmen die Einzelheiten der meiotischen Teilung mit den entsprechenden Vorgängen bei unserer Mistel durchaus überein. Von Geschlechtschromosomen ist bei beiden Formen nichts zu entdecken.

3. Im Baue der Antherenwand von *Loranthus europaeus* finden sich Anklänge an das Verhalten gewisser ausländischer Vertreter der Gattung, insoferne die Faserschicht wie bei diesen eine Schicht sehr großer, radial gestreckter Zellen vorstellt, die von einer viel kleinzelligeren Epidermis bedeckt wird. Doch unterliegt diese Epidermis bei unserm *Loranthus* keiner Reduktion, d. h. sie wird nicht wie dort durch das Wachstum des Endothceiums gesprengt. Auch sind die loculi der Antheren nicht gefächert. Die Chromosomenzahl ist die niederste unter den wenigen bisher daraufhin untersuchten Loranthaceen, nämlich 9, beziehungsweise 18.

4. *Arceuthobium* bildet, wie ich nebenbei beobachtete, vielfach in den peripheren Zellschichten von *Perigon* und Brakteen, wie auch von den die Vegetationspunkte deckenden Blattanlagen, gerbstoff- und eiweißhaltigen Schleim. Die Verschleimung findet sich besonders an den freiliegenden Teilen dieser Organe, die zugleich von einer starken Kutikula bedeckt sind und ist daher wohl als xerophytische Einrichtung zu werten. Nach Färbung und Reaktion ähnelt der Schleim sehr der Inhaltsmasse, welche Heinricher in den sogenannten eiweißführenden Zellen der sekundären Rinde von stark mit *Arceuthobium* durchwucherten *Juniperus*-Sprossen fand.

Tafelerklärung.

Fig. 1 bis 9 *Arceuthobium oxycedri.*

Fig. 1. Längsschnitt durch eine junge männliche Blüte. Die peripheren Zellschichten, besonders die Epidermis der Außenseite, von Perigon (*p*) und Brakteen (*br*) heben sich infolge ihres farbstoffspeichernden Schleimes als dunkle Zonen gegen das zentrale Gewebe und die Antheren (*a*) ab, welch letztere nur Kernfärbung zeigen. Spuren von Verschleimung sind auch im Gewebe der Blütenachse erkennbar. 95 ×.

Fig. 2 Querschnitt einer Spaltöffnung einer Braktee mit angrenzenden Epidermis- und subepidermalen Zellen. Die Schließzellen und ihre Nebenzellen führen keinen Schleim. 540 ×.

Fig. 3*a* und *b*: abnorme Pollentetraden mit Karyomeren; diese von verschiedener Größe und in den beiden Tetraden ganz unregelmäßig verteilt. In *b* ist ein primärer Pollenkern durch zwei größere Teilkerne vertreten. 980 ×.

Fig. 4 bis 9 meiotische Teilung der Pollenmutterzellen. Alle Figuren 980 ×.

Fig. 4*a* frühe, 4*b* spätere Diakinese.

Fig. 5*a* und *b*: die beiden Hälften eines auseinandergeschnittenen Kernes im Übergang von der Diakinese zur ersten Teilung. Im ganzen sind 28 Chromosomen zu zählen, die kaum an einer Stelle paarweise Zusammengehörigkeit erkennen lassen. In der rechten Hälfte drei Chromosomen ganz von der Menge der übrigen abgesprengt.

Fig. 6*a* und *b*: wie vorhin, aber nur 26 Chromosomen. In der linken Hälfte erscheinen 4 Chromosomen noch paarweis gekoppelt.

Fig. 7*a* und *b*: Die beiden Teile einer auseinandergeschnittenen heterotypischen Metaphase in Polansicht; zusammen 13 Chromosomen.

Fig. 8. Anaphase der heterotypischen Teilung in Seitenansicht; Chromosomen kleeblattähnlich.

Fig. 9. Metaphase der homaeotypischen Teilung in Polansicht.

Fig. 10 und 11. *Loranthus europaeus.* Beide Figuren 980 ×.

Fig. 10*a* und *b*. Die zusammengehörigen Hälften einer somatischen (typischen) Metaphase in Polsicht; zusammen 18 schleifenförmige Chromosomen.

Fig. 11. Metaphase der heterotypischen Teilung in Polansicht; 9 Chromosomen.

Für die sorgfältige Ausführung der Figuren nach meinen Skizzen bin ich der wissenschaftlichen Hilfskraft Frl. M. Busek zu Dank verpflichtet.

Pisek A.: Antherenentwicklung und meiotische Teilung bei der Wacholdermistel (*Arceuthobium oxycedri* [*D. C.*] *M. B.*); Antherenbau und Chromosomenzahlen von *Loranthus europaeus* Jacq.

